

FUENTES DE AGUA UTILIZADAS POR LAS PLANTAS DESÉRTICAS Y SU IMPORTANCIA EN PLANES DE MANEJO Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

FRANCISCO A. SQUEO¹, NANCY OLIVARES^{1,2}, ALEJANDRA VALENZUELA^{1,2},
ALBERTO POLLASTRI³, EVELYN AGUIRRE³, RAMÓN ARAVENA⁴, CARMEN JORQUERA¹
Y JAMES R. EHLENGER⁵

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile. ²Programa de Magíster en Ciencias Biológicas c/m Ecología de Zonas Áridas, Universidad de La Serena. ³Comisión Chilena de Energía Nuclear. ⁴University of Waterloo, Canadá. ⁵University of Utah, USA.

Resumen. El agua es el factor más importante que afecta a la productividad primaria y la estructura de la vegetación en ecosistemas áridos. Dado que las especies de plantas pueden diferir en sus capacidades de utilizar distintas fuentes de agua, el conocimiento de estos aspectos es fundamental para los planes de conservación, manejo y restauración ecológica. En un estudio realizado en el secano costero del norte-centro de Chile (29° 43' S, 71° 14' O, 300 msnm), se compararon los mecanismos de utilización de distintas fuentes de agua por las especies arbustivas, en dos años con precipitaciones contrastantes. En este trabajo se incluyen antecedentes de estudios fenológicos; arquitectura radical y fuentes de agua utilizadas por arbustos mediante el uso de isótopos estables. Para el sistema estudiado se reconocen 6 grupos funcionales basados en la obtención y utilización del agua. Los grupos funcionales fueron definidos con base en su hábito (caducifolios y siempreverdes), sus sistemas radicales (superficial, dimórfico o profundo) y la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profunda). Debido al impacto diferencial sobre los distintos grupos funcionales, se postula que el sobre pastoreo con caprinos resultaría en una menor utilización de aguas superficiales. Un plan de manejo y/o restauración debería maximizar la utilización de todas las fuentes de agua disponibles para recuperar la productividad primaria y la estabilidad del sistema. Esto se lograría a través de reforzar los grupos funcionales más afectados y a las especies facilitadoras. Estos planes deben considerar además el escenario futuro, que incluye desde las tendencias climáticas (e.g., disminución de las precipitaciones) y cambios socio-culturales (e.g., promoción de la crianza intensiva del ganado caprino en lugar de extensiva). **Palabras clave:** fuentes de agua, isótopos estables, $\delta^2\text{H}$, $\delta^{18}\text{O}$, zonas áridas, plantas desérticas, relaciones hídricas, restauración ecológica, Desierto de Atacama, Chile.

Abstract. Water is the most important factor that affects primary production and plant structure in arid ecosystems. Because desert plant species can present different mechanisms to use water from different supplies in the substratum (superficial and profound water), the knowledge of these mechanisms is important to take it into account for ecological conservation, management and restoration planning. These mechanisms were compared in the coast north-center of Chile (29° 43' S, 71° 14' O, 300 msnm) among different shrub species in two contrasting precipitation years. There were identified six functional groups in the studied system which were based on the mechanisms of the water uptake and use, habit (deciduous, evergreen) and root architecture. Water supplies were identified by stable isotopes. Because goat overgrazing could have a different impact among the functional groups, it is postulated that this action will decrease the utilization of superficial water. An ecological restoration and/or management planning should maximize the potentiality utilization of all water supplies in order to restore primary production and system stability. Furthermore, this kind of planning should take into account future sceneries as climatic tendencies (e.g. decreasing precipitation) or social and cultural changes (e.g. promoting intensive goat livestock instead of extensive).

Key words: arid regions, Atacama desert, Chile, $\delta^2\text{H}$, $\delta^{18}\text{O}$, desert plants, ecological restoration, stable isotopes, water relations, water supplies.

El agua es el factor más importante que afecta a la productividad primaria y la estructura de la vegetación en ecosistemas áridos (Whittaker y Niering, 1975; Hadley y Szarek, 1981; Ehleringer y Mooney, 1983; Smith y Nobel, 1986; Polis, 1991; Gutiérrez, 1993; Squeo *et al.*, 1994b, 1998; Reynolds *et al.*, 1999). Sin embargo, las especies pueden responder diferencialmente a los eventos de precipitación (Ehleringer *et al.*, 1991). Especies con diferentes formas de vida aparentemente difieren en su capacidad de utilizar ciertos eventos de precipitación. Mientras los arbustos leñosos con raíces profundas presentan baja habilidad para utilizar agua desde las capas superficiales del suelo, muchas especies herbáceas pueden usar esta fuente de humedad para su crecimiento y reproducción (Ehleringer *et al.*, 1991). La disponibilidad de agua afecta directamente las características del intercambio de gases y la productividad, la interacción entre las especies y la estructura de la comunidad (Barbour, 1969; Mooney *et al.*, 1974; Ackerman, 1979; Hadley y Szarek, 1981; Ehleringer y Mooney, 1983; Arroyo *et al.*, 1988, 1993; Osmond *et al.*, 1990; Chapin, 1993; Squeo *et al.*, 1994a).

La baja productividad del recurso forrajero a consecuencia de la escasez de agua es uno de los factores más importantes que limita la producción de los caprinos en el norte chico de Chile, principal fuente de proteína animal y recurso económico con que cuentan sus comunidades agrícolas (Meneses, 1991, 1993; Meneses *et al.*, 1990). Por lo tanto, el conocimiento de la fuente de agua que utilizan los arbustos nativos es fundamental para los planes de restauración y/o incremento de la productividad del secano costero de la región. El aumento de la productividad vegetal en estos sectores depende, en parte, de optimizar la utilización de las fuentes de aguas disponible (aguas subterráneas, neblina, precipitaciones). El cambio en la composición y abundancia de especies vegetales a consecuencia del sobre pastoreo y extracción de leña probablemente ha resultado en una menor capacidad de captura de agua para la producción de materia seca. Una reducción en la cobertura de arbustos puede significar, además, una menor infiltración de agua y capacidad de colecta de neblinas, incremento en la tasa de evaporación y lavado de nutrientes (Keeley y Johnson, 1977; Jaksic y Montenegro, 1979; Gutiérrez *et al.*, 1992).

Restauración ecológica-biodiversidad-estabilidad del ecosistema

Jackson y colaboradores (1995) definen la restauración ecológica como "el proceso de reparación de los daños causados por el hombre sobre la diversidad y

dinámica de los ecosistemas indígenas". Según Dobson y colaboradores (1997), la restauración ecológica entrega un complemento crucial para el establecimiento de reservas naturales como una forma de incrementar las áreas destinadas a la preservación de la biodiversidad. La restauración ecológica permite la aceleración de los procesos de sucesión, a través de una intervención programada (e.g., sobre los suelos, incorporación de especies facilitadoras, fitoremediación) (Dobson *et al.*, 1997). Las actividades humanas han modificado la composición y el número de especies en los ecosistemas, pero los impactos de dichos cambios sobre los procesos ecosistémicos son aún controversiales. Algunos autores sostienen que la funcionalidad y sustentabilidad de los ecosistemas dependen de la diversidad biológica (e.g., Tilman *et al.*, 1996, 1997; Naeem y Li, 1997).

Experimentalmente se ha mostrado que la composición funcional y la diversidad funcional son los principales factores que explican la productividad vegetal (Tilman *et al.*, 1997) y que la pérdida de especies, amenaza la funcionalidad y sustentabilidad del ecosistema (Tilman *et al.*, 1996). Utilizando microcosmos microbianos, Naeem y Li (1997), sugieren que la redundancia de especies dentro de un grupo fun-

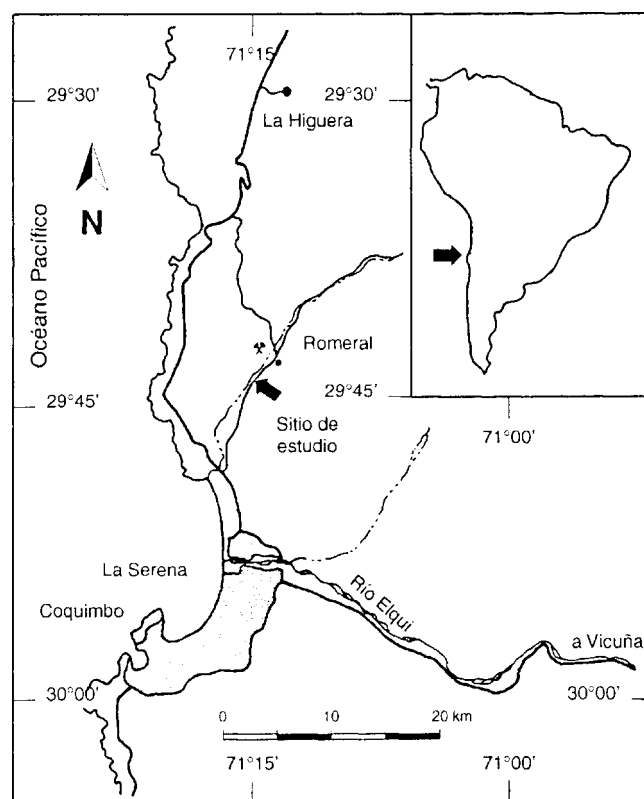


Figura 1. Localización del sitio de estudio, Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile.

cional daría mayor estabilidad a un ecosistema, y sería una razón importante para preservar la biodiversidad. En la misma línea, Hooper y Vitousek (1997) muestran que la composición de especies de plantas explica más de la variación en producción y la dinámica del nitrógeno que el número de grupos funcionales presentes. A pesar de esa emergente evidencia experimental, Huston (1997) llama la atención sobre las conclusiones el que un aumento en biodiversidad incrementa la productividad, estabilidad, sustentabilidad y otras funciones del ecosistema. Según este autor, una reevaluación de los experimentos revela que las respuestas experimentales pueden resultar de "tratamientos ocultos" que son ignorados en la interpretación de los resultados. Huston (*op. cit.*) sostiene que existe fuerte evidencia que sustenta la conclusión de que tanto la diversidad local de especies como las tasas de los procesos del ecosistema, tales como la productividad, están determinados por la cantidad y variabilidad de los recursos ambientales fundamentales, que regulan el crecimiento vegetal y la productividad de los ecosistemas.

La recuperación de ecosistemas degradados tiene dos variantes potenciales, puede ir por la vía del reemplazo de las especies nativas por otras más productivas o de fácil manejo, estrategia seguida con mucha frecuencia en el pasado y que maximiza la recuperación de las funciones del ecosistema, o por la vía de la rehabilitación de ecosistema original a través de la restauración ecológica, que junto con recuperar las funciones ecosistémicas incrementa su estructura

(Dobson *et al.*, 1997). El éxito de la restauración ecológica está limitado por al menos cuatro factores generales: *a*] la circunstancias bajo la cual la restauración ocurre; *b*] la calidad del juicio hecho acerca de cómo se debe proceder, que depende del conocimiento previo del ecosistema y de la experiencia del proponente; *c*] del compromiso social con el proyecto y, *d*] de la valoración ecológica que existe en la sociedad (Jackson *et al.*, 1995). Una mejor restauración ecológica va a ocurrir cuando las condiciones son ideales para cada uno de los factores. La reducción de uno de los factores por debajo de las condiciones ideales puede limitar el potencial de éxito del proyecto.

El objetivo de este trabajo es comparar los mecanismo de utilización de distintas fuentes de agua que presentan las especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile en una serie de años con precipitaciones contrastantes, y relacionar esas estrategias con planes potenciales de manejo y restauración ecológica.

Acercamiento al problema

Los antecedentes que se presentan en este trabajo incluyen información publicada o en preparación referente a estudios fenológicos (Olivares y Squeo, en prensa); arquitectura radicular (Olivares *et al.*, 1998) y fuentes de agua utilizadas por arbustos mediante el uso de isótopos estables.

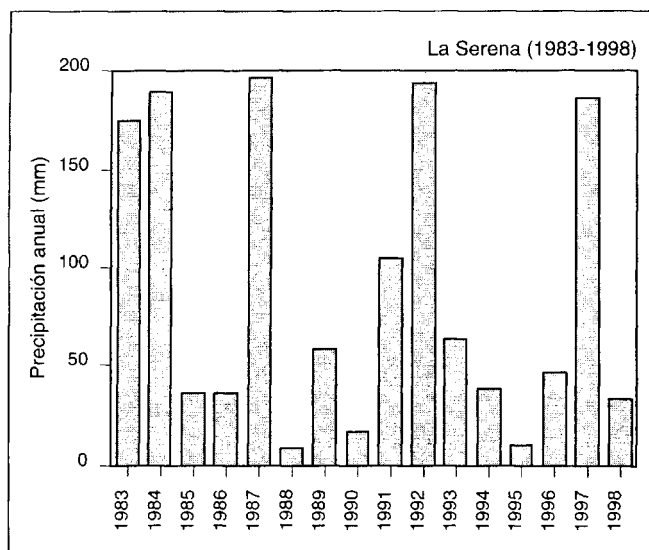


Figura 2. Precipitación anual entre 1983 y 1998 en La Serena. Datos aportados por la Dirección General de Aeronáutica de Chile, Aeropuerto La Florida, La Serena, Chile.

Sitio de estudio. El estudio fue realizado en la Quebrada El Romeral (29° 43' S y 71° 15' O, 300 msnm), a 21 km al norte de la ciudad de La Serena (figura 1). La Quebrada El Romeral se ubica dentro de la región climática tipo mediterráneo árido con influencia de neblinas. La precipitación (Pp) promedio anual en La Serena de los últimos 16 años fue de 90 mm (figura 2). Durante este período, fueron frecuentes los años con precipitaciones inferiores a los 50 mm (años secos) en comparación a los escasos años lluviosos (con precipitaciones por sobre los 200 mm). Estos últimos se encuentran asociados a ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Maya & Arriaga 1996; Jorquera *et al.*, en preparación). Antecedentes de este siglo, muestran que la precipitación en La Serena, calculado como la media móvil de 30 años, ha caído desde valores promedio cercanos a los 170 mm a principios de siglo hasta cerca de 80 mm en la actualidad (figura 3). La precipitación media histórica para La Serena es de 120 mm. Mientras la precipitación se concentra en los meses de invierno, el aporte de agua por neblina se hace más importante en primavera (Jorquera *et al.*, en preparación).

Las temperaturas promedio mensuales fluctúan entre los 13 °C y 20 °C. Las temperaturas absolutas varían entre los 6 °C y 30 °C. La humedad relativa promedio mensual varía entre 60 y 70% (Jorquera *et al.*, en preparación; Olivares y Squeo, en prensa).

Vegetación. La cobertura vegetal de especies arbustivas en la Quebrada El Romeral varía entre un 20 y 30%, con cambios en las especies dominantes (Squeo *et al.*, 1990). En las planicies del sitio de estudio, la especie dominante es *Haplopappus parvifolius*, seguida de *Senna cumingii* y *Pleocarpus revolutus*. En las quebradas, las especies dominantes más importantes son *Pleocarpus revolutus* y *Senna cumingii*. En las laderas de exposición norte, dominan *Heliotropium stenophyllum*, *Haplopappus parvifolius*, *Opuntia miquelii* y *Cordia decandra*, mientras que en las laderas de exposición sur, las especies dominantes son *Haplopappus parvifolius*, *Balbisia peduncularis*, *Proustia cuneifolia* y *Baccharis paniculata*.

Resultados y discusión

Respuestas fenológicas. Las especies arbustivas estudiadas por Olivares y Squeo (en prensa) pueden agruparse básicamente en dos grupos funcionales respecto a su similitud temporal en el crecimiento vegetativo. En este estudio fenológico de dos años de duración (1996, Pp= 46,6 mm; 1997, Pp= 233,4 mm), se separan claramente las 5 especies siempreverdes (incluyendo a *Senna cumingii*, potencialmente considerada como caducifolia de sequía extrema), de las restan-

tes especies caducifolias (figura 4). Dentro de las especies caducifolias, 8 de las 9 especies estudiadas por Olivares y Squeo (en prensa) iniciaron su actividad vegetativa en forma sincrónica, luego de las primeras precipitaciones invernales, y presentaron una actividad vegetativa de mayor magnitud y duración después de un invierno lluvioso, indicando así una mayor dependencia de la precipitación.

El agua es uno de los factores abióticos más importantes en el crecimiento de la planta y el inicio de sus fenofases (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Kramer y Boyer, 1995). En el ecosistema desértico costero del norte-centro de Chile, las precipitaciones se concentran en los meses de invierno, generando condiciones favorables para desarrollar los procesos reproductivos (Mooney *et al.*, 1974). La precipitación de invierno es el mejor índice de predicción de germinación masiva en el desierto costero del norte-centro de Chile (Vidiella, 1992). A los 30° S, la cantidad total de precipitación se encuentra sobre el umbral mínimo de germinación una vez cada dos años, y a los 27° S una vez cada cinco años. Squeo y colaboradores (1994b) muestran, que la forma de crecimiento de *Encelia canescens* y la magnitud del crecimiento se correlacionan positivamente con la precipitación ocurrida en un gradiente de aridez en el norte-centro de Chile.

En otras regiones desérticas, las precipitaciones también son un factor que regula el crecimiento y los eventos reproductivos (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Grazanfar, 1997; Keya 1997, 1998). Según Beatley (1974), los eventos fenológicos en el Desierto de Mojave y la mayoría de los fenómenos biológicos son indirecta o directamente dependientes de la precipitación, donde usualmente son disparados por lluvias mayores a 25 mm. Para una comunidad de arbustos desérticos del noroeste de México, Maya y Arriaga (1996) muestran que las especies se pueden agrupar de acuerdo a su producción de estructuras vegetativas en relación a la disponibilidad de agua, y que éstas son afectadas diferencialmente por años excepcionalmente húmedos asociados a ENSO. En el Desierto de Omán, el inicio y la duración del crecimiento y la floración en todos los grupos funcionales están también correlacionados con la ocurrencia y la magnitud de la precipitación (Grazanfar, 1997).

En nuestro sistema, la primera lluvia invernal significativa sincroniza el inicio del crecimiento, lo que se traduce en una alta similitud de las fenofases vegetativas entre las especies. Sin embargo, a medida que avanza la estación de crecimiento, las fenofases reproductivas son cada vez más disimiles. Este resultado sugiere una menor influencia de las precipitaciones en determinar las fenofases de floración y fructificación. Sobre estas fenofases podrían haber

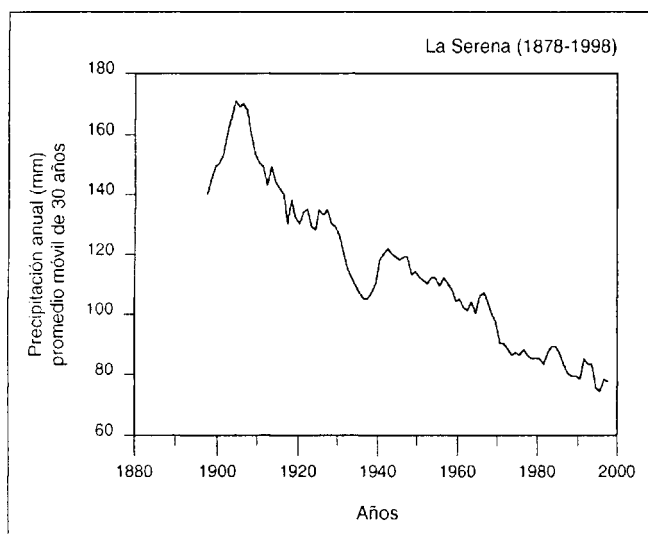


Figura 3. Promedio móvil pluviométrico (30 años) en La Serena durante el período de 1878 a 1998 (modificado de H. Fuenzalida, comunicación personal).

actuado otros factores selectivos adicionales (e.g., depredación, polinización, dispersión, competencia interespecífica, temperaturas extremas, sequía) (Arroyo *et al.*, 1981, 1985, 1988; Rathcke y Lacey, 1985; Herrera, 1986; Rozzi *et al.*, 1989; Jones, 1992; Kramer y Boyer, 1995; Willson *et al.*, 1995; Notzold *et al.*, 1998). En un estudio de demografía inferido por los anillos de crecimiento realizado por Milton y colaboradores (1997) en el desierto de Koroo en Sudáfrica, se mostró que la precipitación explicaba sólo el 33% de la variación en reclutamiento. Estos autores sugieren que otros factores, como la reducción de competencia por sequía o pastoreo, podrían tener una gran influencia en estos patrones.

Arquitectura radical. Los arbustos estudiados presentan cuatro arquitecturas radicales básicas: sistema radical superficial, superficial suculento, dimórfico y profundo (figura 5, Olivares *et al.*, 1998). Una interpretación parsimoniosa de estos patrones sugiere que las especies poseedoras de sistema radical profundo utilizarían primariamente agua subterránea, las especies con sistema radical superficial utilizan el agua de

la precipitación, mientras que las poseedoras de sistema radical dimórfico tendrían acceso a ambas fuentes de agua. Las especies con sistema radical superficial suculento, además de utilizar el agua de la precipitación, tienen la capacidad de almacenar el agua en sus tejidos.

La mayoría de las especies caducifolias poseen un sistema radical superficial o dimórfico, teniendo potencialmente acceso a una fuente de agua superficial. Por otro lado, las especies siempreverdes poseen arquitecturas radicales superficial, dimórfica o profunda (datos no publicados). Nuestros resultados indican que, independiente de la arquitectura radical, todas las especies presentaron la mayor actividad vegetativa en los meses del periodo de invierno y primavera, y los mínimos a finales del periodo de verano y otoño. Adicionalmente, después de un invierno lluvioso, todas las especies presentaron una mayor duración de la estación de crecimiento.

Estudios de excavación de plantas de desierto han demostrado que las raíces pueden ocupar probablemente todas las zonas del suelo que son anualmente recargadas con agua, que unas pocas penetran hasta

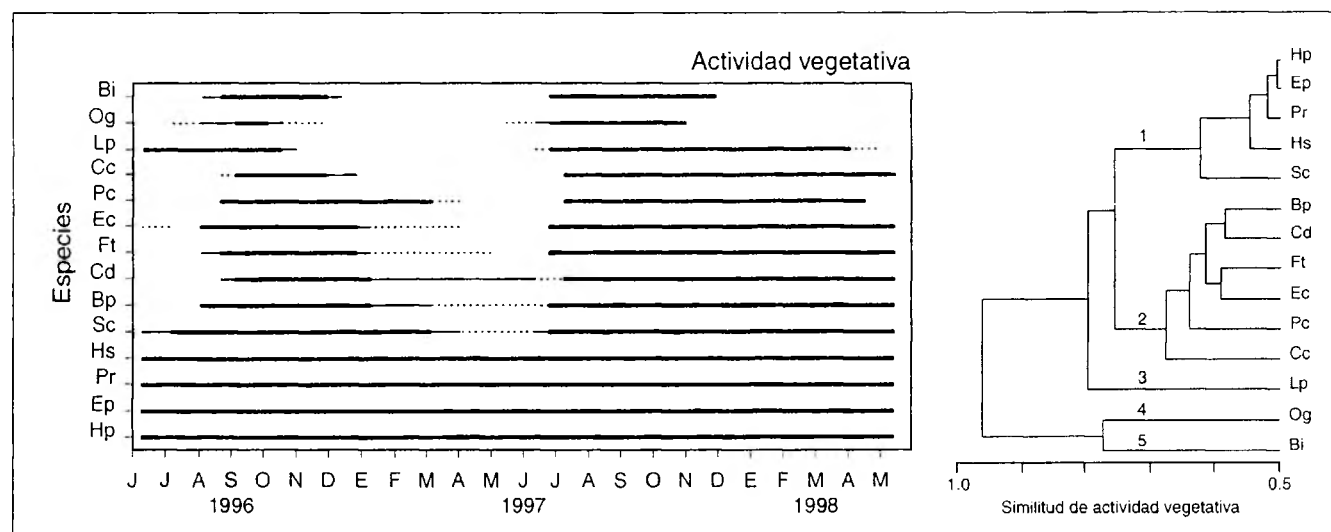


Figura 4. Fenofase de actividad vegetativa en 14 especies arbustivas durante dos ciclos de crecimiento anual, Quebrada Romeral, norte-centro de Chile. Las líneas indican que sobre el 5% (línea punteada), 25% (línea continua delgada) ó 50% (línea continua gruesa) de los individuos se encontraban en esta fenofase. Ver los códigos de las especies en cuadro 1 (según Olivares y Squeo, en prensa). Para evaluar si existían grupos de especies con un comportamiento fenológico semejante, se realizó un análisis de similitud utilizando el índice de Colwell y Futuy-ma (1971):

$$S_{jk} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^t |P_{ij} - P_{ik}|$$

donde P_{ij} y P_{ik} son la proporción de la fenofase en el tiempo i -ésimo para las especies j y k . El dendrograma se construyó a partir de la matriz de similitud (Goldsmith *et al.*, 1986).

el nivel freático, y que las raíces de las plantas anuales están limitadas a la capa superior del suelo (Cannon, 1911; Forseth *et al.*, 1984; Cody, 1986; Manning y Barbour, 1988; Manning y Groenvelt, 1989). Sin embargo, varios autores (Drew, 1979; MacMahon y Schimpf, 1981) sugieren que la excavación de raíces *per se* ha contribuido muy poco al entendimiento de las fuentes de agua utilizadas por diferentes especies. El que la mayoría de la biomasa radical se localice en las capas superiores del suelo no significa que todas esas raíces están funcionalmente activas para absorber agua o que el agua siempre es extraída de esa zona. Por ejemplo, la mayoría de las raíces de *Artemisia tridentata* están localizadas a menos de un metro de profundidad, sin embargo raíces profundas (> 3 m) y de pequeño diámetro, son importantes para la absorción de agua durante los meses de verano (Caldwell y Richards, 1989; Caldwell 1990). Esto puede significar que raíces de diferentes profundidades poseen diferentes propósitos funcionales, por ejemplo, las raíces profundas podrían ser primariamente para la absorción de agua mientras que las raíces superficiales servirían para la absorción de nutrimentos.

Las fuentes de agua de las plantas de desierto. Las especies vegetales en los ecosistemas áridos son sensibles a eventos episódicos (1-10 años) tales como prolon-

gados períodos de sequía o inusuales períodos de alta precipitación, los que pueden resultar en importantes cambios fisiológicos y dramáticas modificaciones en la composición de la comunidad (Stockton y Meko, 1975; MacMahon y Schimpf, 1981; Vidiella y Armesto, 1989; Turner, 1990; Vidiella, 1992; Armesto y Vidiella, 1993). La sobrevivencia de las especies perennes durante periodos prolongados de sequía es producto de la habilidad de las raíces para adquirir el agua remanente en el suelo y de la habilidad de la parte aérea de tolerar estrés hídrico (MacMahon y Schimpf, 1981; Ehleringer, 1985; Smith y Nowak, 1990). Con una aparente menor variación interanual, la neblina costera es potencialmente una importante fuente adicional de agua para las especies herbáceas y leñosas de estos ambientes, que adicionalmente modera las temperaturas y disminuye el déficit de presión de vapor y consecuentemente la tasa de transpiración (Mooney *et al.*, 1980; Aravena y Acevedo, 1985; Aravena *et al.*, 1989; Ingraham y Matthews, 1990; Rundel *et al.*, 1991; Vidiella, 1992; Arroyo *et al.*, 1993; Gutiérrez, 1993; Dawson, 1998).

Adicionalmente, en algunos ecosistemas de desierto costero, agua proveniente de la neblina puede infiltrar en el suelo y recargar el sistema de agua subterránea (Clark *et al.*, 1987; Ingraham y Matthews, 1990). El agua subterránea es también una fuente potencial

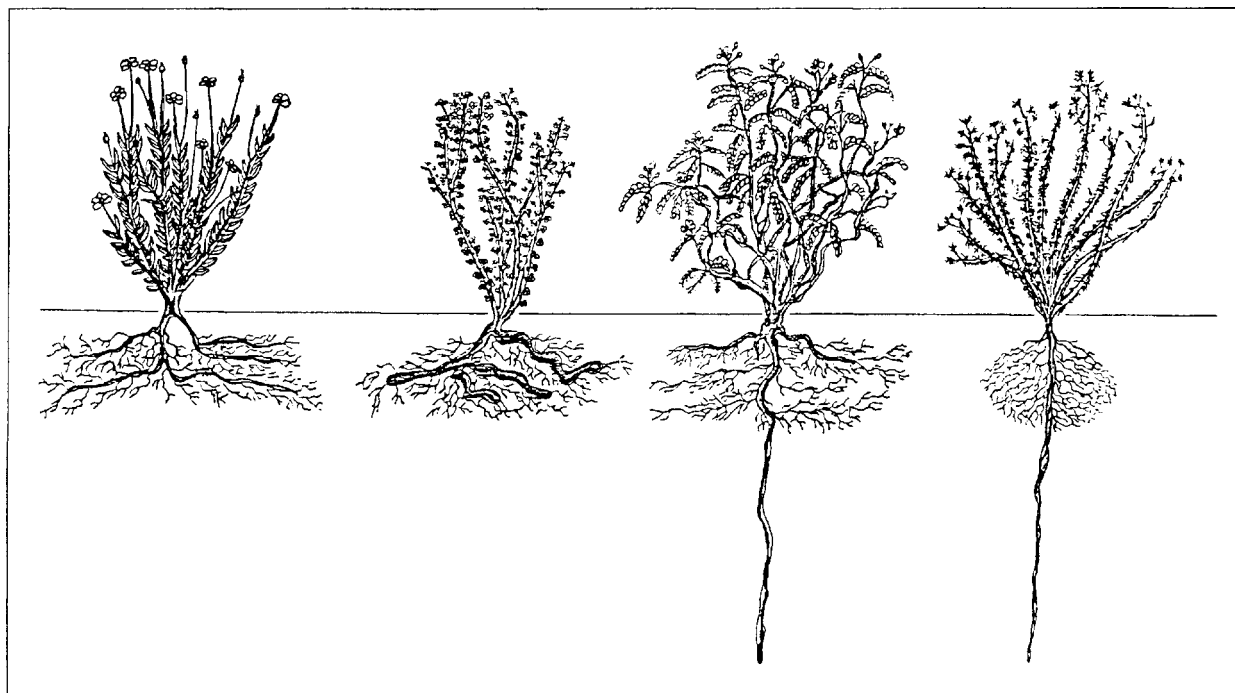


Figura 5. Arquitectura de la raíz que presentan las especies arbustivas estudiadas en Quebrada El Romeral, norte-centro de Chile (según Olivares *et al.* 1998). Arquitectura radical superficial (*Encelia canescens*) (a), superficial succulenta (*Oxalis gigantea*) (b), dimórfica (*Senna cumingii*) (c) y profunda (*Haplopappus parvifolius*) (d).

de agua para especies con sistemas radicales profundos. Por ejemplo, en un trabajo pionero en Chile, Aravena y Acevedo (1985) demostraron que *Prosopis tamarugo* de la Pampa del Tamarugal estaba utilizando sólo agua subterránea. A pesar de esta información, la importancia relativa de cada fuente de agua a nivel comunitario es virtualmente desconocida.

En la Quebrada El Romeral, las fuentes potenciales de agua para las plantas son las lluvias invernales, las neblinas, y el agua presente en el suelo profundo y/o de agua subterránea. La composición de isótopos estables de hidrógeno y oxígeno en el agua provee una herramienta útil para determinar las fuentes de agua utilizadas por las plantas (Ehleringer y Dawson, 1992). En el trabajo de Aravena y Acevedo (1985), las ramas de *P. tamarugo* tenían un valor de $\delta^2\text{H} = -60\text{‰}$, muy cercano al del agua subterránea (-62‰), y lejos del agua atmosférica (-106‰) y suelo (-52‰).

Nuestros datos de Quebrada El Romeral (1996-1998) muestran que la neblina tiene un $\delta^2\text{H}$ que oscila entre los -2‰ y -18‰ , con un promedio de -11‰ . La lluvia puede ser dividida en dos grupos, las más débiles con $\delta^2\text{H}$ generalmente cercanos a -25‰ , y las más importantes cercanas a -42‰ . El agua subterránea también puede ser dividida en dos grupos, las obtenidas de los pozos situados hacia tierra adentro (Quebrada Romeral, entre -37‰ y -46‰ ,

promedio -41‰); y las más cercanas a la costa con $\delta^2\text{H}$ que oscilan entre los -92‰ en los años secos y los -81‰ luego de un invierno lluvioso, indicando mezcla de aguas de dos orígenes distintos. La principal fuente de agua de los pozos cercanos a la costa es de origen cordillerano (*i.e.*, el agua del Río Elqui tiene un $\delta^2\text{H} = -101\text{‰}$), y contribuye en distintos porcentajes al agua proveniente de la Quebrada Romeral (-41‰). Dada su composición isotópica, el acuífero de Quebrada El Romeral sería recargado por las grandes precipitaciones que ocurren asociadas a los eventos ENSO. En nuestro sistema, las aguas provenientes de las neblinas o de las lluvias someras parecen no tener influencia en estos acuíferos. En contraste, los valores de $\delta^2\text{H}$ encontrados en el agua subterránea de El Tofo (-33‰) y Fray Jorge (-30‰) estarían indicando una contribución de la neblina al agua subterránea en esas dos localidades costero-montañas. El bajo contenido de tritio en el agua subterránea de Fray Jorge y de Quebrada El Romeral, indica que su tiempo de permanencia en el acuífero es mayor a 35 años (Aravena *et al.*, 1989).

Los contenidos isotópicos del agua extraída de tallos de 14 especies arbustivas que habitan en fondo de quebrada muestran el uso directo de dos fuentes de agua: las primeras asociadas a un estrato superficial no superior a los 50 cm de profundidad (zona del suelo

Cuadro 1.- Relación entre la fuente de agua utilizada y las características de hábito y sistema radical en 14 especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile, 30° S.

Código	Especie	Hábito ¹	Sistema Radicular ²	Fuente de agua ³			
				Jul 96	Nov 96	Abr 97	Jul 97
Bi	<i>Bridgesia incisifolia</i>	D	s	-	A	-	-
Cc	<i>Calliandra chilensis</i>	D	s	-	A	A	-
Cd	<i>Cordia decandra</i>	D	s	-	A	-	-
Ec	<i>Encelia canescens</i>	D (SV)	s	-	A	-	A
Ep	<i>Ephedra chilensis</i>	SV	s	B?	A	A	B?
Hs	<i>Heliotropium stenophyllum</i>	SV	s	B	B	AB	B
Og	<i>Oxalis gigantea</i>	D, TF, PF	ss	-	A	-	-
Ls	<i>Lobelia polyphylla</i>	D	ss	-	A	-	-
Bp	<i>Balbisia peduncularis</i>	D	d	-	A	AB	-
Ft	<i>Flourensia thurifera</i>	D	d	-	A	-	-
Pr	<i>Pleocarpus revolutus</i>	SV	d	B	B	B	B
Sc	<i>Senna cumingii</i>	SV (D)	d	B	B	B	B
Hp	<i>Haplopappus parvifolius</i>	SV	p	B	B	B	B
Pc	<i>Proustia cuneifolia</i>	D	p	-	B	-	A

¹Hábito: D caducifolia, SV siempre-verde, TF tallo fotosintético, PF peciolo foliar fotosintético (peciolo foliar persiste por un tiempo luego de la caída de la hoja) (según Olivares y Squeo, en prensa).

²Sistema radical: s superficial, ss superficial succulento, p profundo, d dimórfico (ver figura 5, según Olivares *et al.*, 1998).

³Fuente de agua: con base en el análisis de composición isotópica. Se diferencian dos estratos: A (superficial) y B (profundo) (datos sin publicar).

recargada directamente por la precipitación) y otras a un estrato más profundo que se asocia a aguas más profundas y/o subterráneas (cuadro 1). Esta tendencia se mantiene en los años secos (1994-1996, Pp < 50mm), sin embargo, en un año inusualmente lluvioso asociado a un evento ENSO (1997, Pp = 233 mm), todas las especies son capaces de utilizar directamente el agua de lluvia. Esta respuesta oportunista en años lluviosos de las especies leñosas independiente de su hábito y/o sistema radical también ha sido documentada en otras comunidades desérticas (e.g., Reynolds *et al.*, 1999). Por último, en nuestros datos no se evidencia una contribución directa del agua proveniente de las neblinas al agua que es transpirada por las plantas.

Para un desierto frío al sur de Utah, Ehleringer y colaboradores (1991) encontraron que todas las especies perennes (herbáceas, leñosas y suculentas) utilizaban el agua caída durante el invierno. Sin embargo, durante el verano, sólo las especies anuales y suculentas de la comunidad, respondieron y utilizaron exclusivamente las precipitaciones de verano. Las especies perennes herbáceas y leñosas usaron diferentes mezclas de aguas caídas en verano e invierno (las perennes herbáceas usaron un 91% de las lluvias de verano y las leñosas un 57%). Basados en estos datos, Ehleringer y colaboradores (*op. cit.*) postularon que los cambios en la precipitación de verano, predichos por los modelos de cambio climático global, resultarían en un incremento paulatino en la frecuencia de las especies perennes herbáceas y suculentas, mientras que la frecuencia de las especies leñosas podría disminuir.

También se han documentado cambios estacionales de las fuentes de agua que utilizan especies leñosas en otras comunidades (por ejemplo, *Pinus edulis*, *Juniperus osteosperma*, *Artemisia tridentata*, *Ambrosia dumosa*, *Encelia farinosa* en Norte América, y *Pistacia lentiscus*, *Phyllirea angustifolia*, *Quercus ilex* en Europa), otras especies no utilizan las lluvias de verano, siendo capaces de obtener el agua desde niveles más profundos del suelo (por ejemplo, *Chrysothamnus nauseosus*, *Acacia greggii*, *Cercidium floridum*, *Chilopsis linearis*, *Ephedra viridis* en Norte América, y *Q. pubescens*, *Q. cerris* en Europa) (Ehleringer y Cook, 1991; Flanagan y Ehleringer, 1991; Flanagan *et al.*, 1992; Valentini *et al.*, 1992).

Gregg (1991) presentó evidencias de un cline en la capacidad de respuesta a las lluvias de verano en una especie arbórea. A lo largo de un gradiente geográfico, donde la fracción de precipitación de verano varía entre 18% y 40%. Este autor observó que los árboles de *Juniperus osteosperma* responden a la lluvia de verano sólo en los sitios con considerable precipitación

de verano. No es sorprendente que exista una variación ecotípica en la estructura de la raíz a lo largo de un gradiente geográfico, pero es poco usual la sugerencia sobre la falta de una respuesta inducida por las lluvias de verano en esos árboles de zonas áridas (Gibson y Nobel, 1986).

Levantamiento hidráulico. El levantamiento hidráulico se refiere a la redistribución de agua realizada a través de los sistemas radicales desde las capas profundas hacia los niveles más secos cercanos a la superficie del suelo (Richards y Caldwell, 1987). En la actualidad existe evidencia de levantamiento hidráulico en más de 30 especies (Caldwell *et al.*, 1998). Este proceso puede mejorar significativamente el estado hídrico y nutricional de la planta, así como proveer beneficios a sus vecinos (Caldwell y Richarson, 1989; Caldwell, 1990; Dawson, 1996; Dawson y Pate, 1996; Caldwell *et al.*, 1998). Por otro lado, Burgess *et al.* (1998) demostraron recientemente que el agua caída durante la estación lluviosa puede ser transportada por las raíces desde la superficie húmeda hacia los horizontes más profundos, fenómeno conocido como levantamiento hidráulico reverso. En nuestro sitio de estudio, dos especies muestran evidencia indirecta de levantamiento hidráulico, ambas especies son siempreverdes y con sistemas radicales dimórficos (datos sin publicar). Durante las excavaciones de los sistemas radicales de *Pleocarpus revolutus* y *Senna cumingii* se encontraron a profundidades intermedias (i.e., 30-120 cm) estratos con mayor contenido de agua (contenido gravimétrico de 4-5%), los que coincidían con la ramificación lateral de estos sistemas radicales. Por sobre y bajo estos estratos, el suelo tenía mucho menor contenido de agua (1%). No descartamos que otras de las especies estudiadas presenten este fenómeno.

Grupos funcionales. Puesto que el agua es el primer factor que limita la productividad primaria en ecosistemas, es posible postular una mayor productividad en condiciones de mayor diversidad de grupos funcionales basados en la obtención y utilización de este recurso, tal como lo plantea Tilman y colaboradores (1996). Por otro lado, una mayor estabilidad del ecosistema se produciría en condiciones de mayor redundancia de especies dentro de cada grupo funcional (Naeem y Li, 1997). En nuestro sistema, los grupos funcionales pueden ser definidos con base en su hábito (caducifolios y siempreverdes), sus sistemas radicales (superficial, dimórfico o profundo) y en la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profundo). Basados en estos aspectos, en el sistema estudiado se pueden reconocer 6 grupos funcionales básicos (ver cuadro 1):

Entre las especies siempreverdes se encuentran:

- a) Aquellas con sistema radical profundo capaces de utilizar agua profunda. En este caso se encuentra *Haplopappus parvifolius*, especie que es dominante en los llanos, y codominante en los fondos de quebrada.
- b) con sistema radical dimórfico, capaces de utilizar ambas fuentes de agua, y potencialmente realizar levantamiento hidráulico removilizando agua subterránea hacia las capas más superficiales del suelo.
- c) con sistema radical superficial, capaces de explotar intensivamente los estratos superficiales e intermedios del suelo.

Entre las especies caducifolias se presentan:

- d) con sistema radical superficial utilizan sólo agua proveniente de la precipitación invernal desde las capas superficiales del suelo.
- e) con sistema radical superficial suculento, capaces de utilizar y almacenar en sus tejidos el agua desde las capas superficiales del suelo.
- f) con sistema radical dimórfico y/o profundo, que utilizan ambas fuentes de agua, dependiendo de su disponibilidad.

Planes de manejo y restauración ecológica. Entre las causas de la pérdida de productividad primaria en el norte-centro de Chile, están el sobre pastoreo y la extracción de leña, los que habrían provocado un cambio en la composición y abundancia de especies, y una reducción potencial de la cobertura arbustiva (Squeo *et al.*, 1990).

Las especies arbustivas consumidas por el ganado caprino pertenecen a los grupos funcionales de las caducifolias con sistema radical superficial (e.g., *Bridgesia incisifolia*), superficial suculento (e.g., *Oxalis gigantea*) y dimórfico (e.g., *Balbisia peduncularis* y *Flourensia thurifera*), y en menor medida a las siempreverdes con sistema radical superficial (e.g., *Ephedra chilensis*). En el otro extremo, las especies no palatables integran a las siempreverdes y caducifolias con sistema radical dimórfico o profundo. En consecuencia, el sobre pastoreo podría resultar en una menor utilización de aguas superficiales. Esta misma tendencia se observa en otras comunidades vegetales de zonas áridas. Agnew (1997) indica que el sobre pastoreo reduce la cobertura de gramíneas, grupo funcional con sistema radical superficial, reduciéndose de esta forma la capacidad de utilizar pequeños pulsos de precipitación.

En ausencia casi completa de especies arbóreas en este sistema, la extracción de leña se concentra en arbustos leñosos de madera dura. Entre las especies estu-

diadas más utilizadas para leña se encuentran *Cordia decandra* (caducifolia, superficial) y *Ephedra chilensis* (siempreverde, superficial).

Un plan de manejo y/o restauración debería tender a maximizar la utilización de todas las fuentes de agua disponibles para recuperar la productividad primaria y la estabilidad del sistema. Esto se lograría a través de reforzar los grupos funcionales más afectados, y a las especies facilitadoras (e.g., que presentan levantamiento hidráulico, fijadoras de nitrógeno). Estos planes deben considerar además el escenario futuro, que incluye aspectos tan disímiles como las tendencias climáticas (e.g., disminución de la precipitación) y cambios socio-culturales (e.g., promoción de la crianza intensiva del ganado caprino en lugar de extensiva).

Investigación futura. Para entender la dinámica de una comunidad vegetal se requiere profundizar en el conocimiento de cada grupo funcional. Las interacciones entre especies, tanto de facilitación como de competencia por agua y nutrimentos, es un aspecto muy poco explorado. Por ejemplo, la redistribución hidráulica del agua por los sistemas radiculares puede estar jugando un papel importante en la dinámica de estos sistemas. ¿Actúan de la misma forma las plántulas y los adultos dentro de cada grupo funcional? Se espera que el reclutamiento de especies arbustivas esté concentrado en inviernos de los años lluviosos, sin embargo, aún queda por explorar si las plántulas de especies con sistema radical profundo y/o dimórfico se comportan igual que las con sistema radical superficial, y las consecuencias que tendrán las interacciones interespecíficas sobre el reclutamiento. Briones y colaboradores (1998) mostraron que la intensidad de la competencia interespecífica por agua depende de la disponibilidad de ésta en el suelo. Especies de tres grupos funcionales del Desierto de Chihuahua no compiten por agua en años con baja precipitación, sin embargo aparecen interacciones negativas después de lluvias intensas.

Por último, a nivel de cambio climático global habría que evaluar las consecuencias sobre la productividad primaria a largo plazo de la disminución paulatina de la precipitación en el centro-norte de Chile.

Agradecimientos

Nuestro sincero agradecimiento a toda la gente que colaboró en este trabajo, en especial a Edmund Grote y Nelson Hichins por su apoyo en el trabajo de campo y laboratorio, y a los señores Vasco Larraechea, Mario Rojo y Herman Argandoña, y al personal de la Compañía Minera del Pacífico (CMP) por el apo-

yo logístico. Este estudio fue financiado por el proyecto FONDECYT número 1960037 y CMP. El primer autor agradece a la Red Latinoamericana de Botánica (RLB) por el apoyo durante el VII Congreso Latinoamericano de Botánica. Las coautoras N. Olivares y A. Valenzuela tuvieron una beca de estudios de Postgrado de la Compañía Minera del Pacífico.

Literatura citada

- Ackerman T.L. 1979. Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. *The Southwestern Naturalist* **24**:399-408.
- Agnew A.D.Q. 1997. Switches, pulses and grazing in arid vegetation. *Journal of Arid Environments* **37**:609-617.
- Aravena R. y Acevedo E. 1985. The use of environmental isotopes oxygen-18 and deuterium in the study of water relations of *Prosopis tamarugo* Phil. En: Habit M.A. ed. *The Current State of Knowledge on Prosopis tamarugo*. FAO, Santiago de Chile, Chile, 251-256.
- Aravena R., Suzuki O. y Pollastri A. 1989. Coastal fog and its relation to groundwater in the IV Region of northern Chile. *Chemical Geology* **79**:83-91.
- Armesto J. y Vidiella P.E. 1993. Plant life-forms and biogeographic relations of the flora of Lagunillas (30° S) in the fog-free Pacific coastal desert. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**:499-511.
- Arroyo M.T.K., Armesto J. y Villagrán C. 1981. Plant phenological patterns in the high Cordillera de los Andes in Central Chile. *Journal of Ecology* **61**:205-233.
- Arroyo M.T.K., Armesto J.J. y Primack R. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematic and Evolution* **149**:187-203.
- Arroyo M.T.K., Squeo F.A., Armesto J.J. y Villagrán C. 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chile Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**:55-78.
- Arroyo M.T.K., Armesto J.J., Squeo F.A. y Gutiérrez J.R. 1993. Global change: flora and vegetation of Chile. En: Mooney H.A., Fuentes E. y Kronberg B. Eds. *Earth System Responses to Global Change: Contrasts between North and South America*. Academic Press, New York, 239-263.
- Barbour M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* **50**: 679-685.
- Beatley J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems. *Ecology* **55**:856-863.
- Briones O., Montaña C. y Ezcurra E. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semi-arid ecosystem. *Oecologia* **116**:365-372.
- Burgess S.S.O., Adams M.A., Turner N.C. y Ong C.K. 1998. The distribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* **115**:306-311.
- Cannon W.A. 1911. The root habits of desert plants. Carnegie Institution of Washington Yearbook **131**:7-96.
- Caldwell M.M. (1990) Water parasitism stemming from hydraulic lift - a quantitative test in the field. Israel. *Journal of Botany* **39**:395-402.
- Caldwell M.M. y Richards J.H. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* **79**:1-5.
- Caldwell M.M., Dawson T.E. y Richards J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* **131**:151-161.
- Chapin III F.S. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. En: Ehleringer J.R. y Field C.B. eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, San Diego, 287-312.
- Clark I.D., Fritz P., Quinn O.P., Rippon P.W., Nash H. y Barghash bin Ghalib al Said B. 1987. Modern and fossil groundwater in an arid environment: a look at the hydrogeology of southern Oman. Proc. Symp. on Isotope Techniques in Water Resources Development. Int. At. Energy Agency), Vienna, 167-187.
- Cody M.L. 1986. Roots in plant ecology. *Tree* **1**:76-78.
- Colwell R.K. y Futuyama D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52**:567-576.
- Dawson T. 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia*.
- Dawson, T. E. y Pate J.S. 1996. Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: A stable isotope investigation. *Oecologia* **107**:13-20.
- Dobson, A.P., Bradshaw A.D. y Baker A.J.M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* **277**:515-521.
- Drew M.C. 1979. Root development and activities. En: . Goodall D.W., Perry R.A. y Howes K.M.W. eds. *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management* Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, 573-606.
- Ehleringer J.R. 1985. Annuals and perennials of warm deserts. En: Mooney H.A. y Chabot B.F. eds. *Physiological ecology of north american plant communities*. 162-180.
- Ehleringer J.R. y Dawson T.E. 1992. Water uptake by plants: Perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment* **15**:1073-1082.
- Ehleringer J.R. y Mooney H.A. 1983. Productivity of desert and mediterranean-climate plants. En: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. y Ziegler H. eds. *Physiological Plant Ecology* IV. Springer-Verlag, Berlin, 205-231.
- Ehleringer J.R., Phillips S.L., Schuster W.F.S. y Sandquist D.R. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants: implications for competition and climate change. *Oecologia* **88**:430-434.
- Flanagan L.B. y Ehleringer J.R. 1991. Stable isotope composition of stem and leaf water: Applications to the study of plant water-use. *Functional Ecology* **5**:270-277.

- Flanagan L.B., Ehleringer J.R. y Marshall J.D. 1992. Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant, Cell and Environment* **15**:831-836.
- Forseth I.N., Ehleringer J.R., Werk K.S. y Cook C.S. 1984. Field water relations of Sonoran Desert annuals. *Ecology* **65**:1436-1444.
- Gibson A.C. y Nobel P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Goldsmith F.B., Harrison C.M. y Morton A.J. 1986. Description and analysis of vegetation. En: Moore P.D. y Morton A.J. eds. *Methods in plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 437-524.
- Grazanfar, S.A. 1997. The phenology of desert plants: A 3-year study in a gravel desert wadi in northern Oman. *Journal of Arid Environments*. **35**:407-417.
- Gregg J. 1991. The differential occurrence of the mistletoe, *Phoradendron juniperinum*, on its host, *Juniperus osteosperma* in the Western United States. Tesis de maestría, University of Utah, Salt Lake City.
- Gutiérrez J.R. 1993. Desertification effects on ephemeral plants in the Chilean coastal desert. *Revista Chilena de Historia Natural* **66**:337-344.
- Gutiérrez J.R., Aguilera L.E. Armesto J.J. 1992. The effects of water and macronutrients addition on aboveground biomass production of annual plants in an old field from a coastal desert site of north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **65**:83-90.
- Hadley N.F. y Szarek S.R. 1981. Productivity of desert ecosystems. *BioScience* **31**:747-753.
- Herrera J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, South Spain. *Vegetatio* **68**:91-98.
- Hooper D.U. y Vitousek P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* **277**:1302-1305.
- Huston M. 1997 Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**:449-460.
- Ingraham N.L. y Matthews R.A. 1990. A stable isotopic study of fog: the Point Reyes Peninsula, California, U.S.A. *Chemical Geology* **80**:281-290.
- Jaksic F.M. y Montenegro G. 1979. Resource allocation of Chilean herbs in response to climatic and microclimatic factors. *Oecologia* **40**:81-89.
- Jackson L.L., Lopoukhine N. y Hillyard D. 1995. Ecological restoration: a definition and comments. *Restoration Ecology* **3**:71-75.
- Jones H.G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keeley S.C. y Johnson A.W. 1977. A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist* **97**:120-132.
- Kemp P.R. 1983. Phenological patterns of chihuahuan desert plants in relation to the timing of water. *Ecology* **71**:427-436.
- Keya G.A. 1997. Environmental triggers of germination and phenological events in an arid savannah region of northern Kenya. *Journal of Arid Environments* **37**:91-106.
- Keya G.A. 1998. Growth, water relations and biomass production of the savanna grasses *Chloris roxburghiana* and *Cenchrus ciliaris* in Kenya. *Journal of Arid Environments* **38**:205-219.
- Kramer P.J. y Boyer J.S. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego.
- MacMahon J.A. y Schimpf D.J. 1981. Water as a factor in the biology of North American desert plant. En: Evans D.D. y Thames J.L. eds. *Water in desert ecosystems*. US/IBP Synthesis Series 11. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, 114-171.
- Manning S.J. y Barbour M.G. 1988. Root systems, spatial patterns, and competition for soil moisture between two desert subshrubs. *American Journal of Botany* **75**:885-893.
- Manning S.J. y Groenvelde D.P. 1989. Shrub rooting characteristics and water acquisition on xeric sites in the western Great Basin. En: *Proceedings symposium on cheat-grass invasion, shrub die-off, and other aspects on shrub biology and management*. US Forest Service tech Report INT-276, 238-244.
- Maya Y. y Arriaga L. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* **34**:23-35.
- Meneses R. 1991. Efecto de la suplementación post-natal en la productividad de caprinos criollos en la zona costera de la región de Coquimbo. *Agricultura Técnica* **51**:159-165.
- Meneses R. 1993. Efecto de la época de suplementación con heno de alfalfa en la producción de leche en cabras criollas. *Agricultura Técnica* **53**:150-159.
- Meneses R., Crempien C. y Squella F. 1990. Sistema de producción ovina para la franja costera de la zona de clima mediterráneo árido de Chile. II. Producción Animal. *Agricultura Técnica* **50**:252-259.
- Milton S.J., Gourlay I.D. y Dean W.R.J. 1997. Shrub growth and demography in arid Karoo, South Africa: inference from wood rings. *Journal of Arid Environments* **37**:487-496.
- Mooney H.A., Parsons D.J. y Kummerow J. 1974. Plant development in Mediterranean climates. En: Lieth H. ed. *Phenology and seasonality modeling*. New York, Springer-Verlag, 255-267.
- Mooney H.A., Gulmon S.L., Rundel P.W. y Ehleringer J.R. 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama Desert. *Oecologia* **44**:177-180.
- Naeem S. y Li S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* **390**:507-509.
- Notzold R., Blossey B. y Newton E. 1998. The influence of below ground herbivory and plant competition on growth

- and biomass allocation of purple loosestrife. *Oecologia* **113**:82-93.
- Olivares N., Jorquera C.B., Grote E., Ehleringer J.R. y Squeo F.A. 1998. Arquitectura radicular y fuentes de agua utilizadas por especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. VII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile. La Serena, Chile.
- Olivares S. y Squeo F.A. Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*: en prensa.
- Osmond C.B., Pitelka L.F. y Hidy G.H. 1990. *Plant Biology of the Basin and Range*. Springer Verlag, New York.
- Polis G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. En: Polis G.A. ed. *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, 1-26.
- Ratchke B. y Lacey E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- Reynolds J.F., Virginia R.A., Kemp P.R., de Soyza A.G. y Tremmel D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* **69**:60-106.
- Richards J.H. y Caldwell M.M. 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* **73**:486-489.
- Rozzi R., Molina J.D. y Miranda P. 1989. Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar de los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* **62**:75-84.
- Rundel P.W., Dillon M.O., Palma B., Mooney H.A., Gulmon S.L. y Ehleringer J.R. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* **13**:1-49.
- Smith S.D. y Nobel P.S. 1986. Deserts. En: Baker N.R. y Long S.P. eds. *Photosynthesis in contrasting environments*. Elsevier, The Netherlands, 13-62.
- Smith S.D. y Nowak R.S. 1990. Ecophysiology of plant in the intermountain lowlands. En: Osmond C.B., Pitelka L.F. y Hudy G.M. eds. *Plant biology of the basin and range*. Springer Verlag, New York, 179-241.
- Squeo F.A., Contreras L., Novoa J.E., Arancio G. y Valverde V. 1990. Estudio Línea de Base de la Flora y Fauna en el Área del Distrito Minero El Romeral. Universidad de La Serena - Compañía Minera del Pacífico, La Serena, Chile.
- Squeo F.A., Osorio R. y Arancio G. 1994a. Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- Squeo F.A., Ehleringer J.R., Olivares N. y Arancio G. 1994b. Variation in leaf level energy balance components of *Encelia canescens* along a precipitation gradient in north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **67**:143-155.
- Stockton C.W. y Meko D.M. 1975. A long-term history of drought occurrence in the western United States as inferred from tree rings. *Weatherwise* **28**:244-249.
- Tilman D., Wedin D. y Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**:718-720.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. y Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**:1300-1302.
- Turner R.M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology* **71**:464-477.
- Valentini R., Scarascia-Mugnozza G.E. y Ehleringer J.R. 1992. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology* **6**:627-631.
- Vidiella P.E. y Armesto J.J. 1989. Emergence of ephemeral plant species from soil samples of the Chilean coastal desert in response to experimental irrigation. *Revista Chilena de Historia Natural* **62**:99-107.
- Vidiella P.E. 1992. Desierto florido: estudio experimental de la emergencia de plantas efímeras en respuesta a distintos regímenes de precipitación. Tesis Magister, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Wilson M.F., Smith-Ramírez C., Sabag C. y Hernández J.F. 1995. Mutualismo entre plantas y animales en bosques templados de Chile. En: Armesto J.J., Villagrán C. y Arroyo M.T.K. eds. *Ecología del bosque nativo de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 251-264.
- Whittaker R.H. y Niering W.A. 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology* **56**:771-790.